

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

BIOMASSE AÉRIENNE EN PLANTATIONS D'ARBRES TROPICAUX

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SARA BASTIEN-HENRI

DÉCEMBRE 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est constitué d'un chapitre rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Au moment du dépôt, l'article est en voie de finalisation afin d'être soumis dans la revue scientifique *Annals of Forest Science*. Je suis l'auteure principale de cet article, mais j'ai travaillé en collaboration avec d'autres chercheurs à différents moments au cours de ma maîtrise. Mon directeur Christian Messier, mon co-directeur Andrew Park, Mark Wishnie et moi avons élaboré conjointement mon plan de recherche. J'ai planifié et rédigé un protocole d'échantillonnage détaillé en collaboration avec mon comité de direction et Daisy Dent. J'ai effectué la récolte et le traitement des échantillons sur le terrain, l'analyse statistique des données et la rédaction du manuscrit. De nombreux échanges avec mon comité de direction ont eu lieu pour discuter des résultats, améliorer les analyses et orienter la rédaction du mémoire. J'en profite pour les remercier sincèrement pour leur aide précieuse tout au long de mon cheminement. Je remercie aussi ma famille et mes amis pour le support moral, ainsi que les membres de mon laboratoire et les gens de PRORENA, programme conjoint au Panama du Center for Tropical Forest Science du Smithsonian Tropical Research Institute et de la School of Forestry & Environmental Studies de l'Université Yale qui m'ont offert un support moral, technique et scientifique important.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Problématique.....	1
État des connaissances.....	2
Objectifs de travail.....	9
Méthodologie.....	10
CHAPITRE I.....	11
1.1 Résumé.....	13
1.2 Abstract.....	14
1.3 Introduction.....	15
1.4 Methods.....	17
1.4.1 Study sites and experimental design.....	17
1.4.2 Data collection.....	19
1.4.3 Statistical analysis.....	21
1.5 Results.....	23
1.5.1 Biomass accumulation among species and sites.....	23
1.5.2 Crown morphological traits.....	24
1.5.2 Allometric relationships.....	25
1.6 Discussion.....	26
1.6.1 Biomass accumulation among species and sites.....	26
1.6.2 Crown morphology and allometry.....	27
1.6.3 Predicting biomass accumulation in two-year-old trees.....	30
1.7 Conclusion.....	31
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	41
RÉFÉRENCES.....	45

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Sites accross the Isthmus of Panama. Soberania: 2226 mm/year and Río Hato: 1107 mm/year.....	32
1.2 Comparison of total dry biomass per species between the 2 sites. The numbers above bars are post-hoc probabilities for site to be different. Error bars represent standard deviations. Only 14 species for Río Hato (drier site) are represented because not enough individual trees were available for comparison between sites.	33
1.3 Relationship between total dry biomass and leaf dry weight/woody biomass ($R^2 = 0.01$, $P=0.1398$) (a), live crown ratio ($R^2 = 0.23$, $P<0.0001$) (b) and crown length/diameter ratio ($R^2 = 0.16$, $P<0.0001$) (c). Variables were log-transformed. Full red circles represent individual trees from Soberania (wetter and richer site) and open blue squares represent individual trees from Río Hato (drier and poorer site).	34
1.4 Aitchison transformed leaf dry biomass:woody biomass ratio (a), Aitchison transformed crown length:crown diameter ratio (b) and Aitchison transformed live crown ratio (c) by species and sites (top: Soberania, bottom: Río Hato). Species are shown in increasing order of total biomass production.....	35
1.5 Relationship between total dry biomass and basal diamter (a) and tree height (b). Variables were log transformed. Open circles represent individual trees from Soberania and black circles represent individual trees from Río Hato.	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Scientific name, family, common name, wood density and main uses of the 21 native and 2 exotic (in bold) species of tropical tree studied (adapted from Wishnie <i>et al.</i> (2007))	37
1.2 Dry biomass (number of individual trees (n), mean and standard deviation (SD)) per compartment and per tree species. Numbers in bold highlight the eight Río Hato species removed from the analysis.	38
1.3 Wilcoxon rank-sum probabilities comparing Aitchison transformed ratio between sites. Probabilities in bold are significantly different at $\alpha = 0.1$	39
1.4 Parameters for ANCOVA and linear regression log-transformed basal diameter and height with log-transformed total biomass	40

RÉSUMÉ

La déforestation effectuée dans l'optique d'une récolte de bois par l'industrie forestière ou afin d'augmenter la superficie des champs pour l'agriculture est en constante progression dans le monde et amène bien des problèmes environnementaux qui passent de la dégradation du sol, à la diminution de la biodiversité et aux changements climatiques. Il est donc urgent de prendre les mesures qui s'imposent pour contrer ce problème. Une des solutions préconisées actuellement est l'établissement de plantation d'arbres pour le bénéfice de la restauration du sol et de la production commerciale de bois. Ce type de plantation, en région tropicale, est principalement effectué en monoculture d'espèces d'arbres exotiques. Au Panama, en 2003, 89% des arbres en plantation provenaient de quelques genres exotiques seulement. Il y a donc à craindre quant à l'impact sur la biodiversité de ce type de reforestation en plus de ne pas toujours être bien adapté aux conditions du milieu. Il y a donc encore beaucoup de recherche à faire afin de trouver des solutions pertinentes à ces problématiques.

Le projet PRORENA est une vaste étude cherchant, par la plantation d'espèces indigènes du Panama, à développer les connaissances touchant les espèces indigènes et leurs comportements en plantation. Le cadre de ce projet était particulièrement intéressant pour effectuer une étude portant sur la caractérisation de la croissance de ces espèces afin de mieux connaître leur autoécologie. L'apport de connaissances dans ce domaine permettra d'aider les propriétaires terriens à faire un choix plus éclairé des espèces les plus intéressantes pour la reforestation en fonction des objectifs visés.

Ce projet de recherche visait donc à déterminer l'allométrie de l'allocation de la biomasse des arbres afin de mieux connaître l'autoécologie des espèces étudiées. Nous cherchions donc à mieux comprendre où se dirigent les ressources des arbres afin de faire un choix d'espèces éclairé lors de l'installation d'une nouvelle plantation et dans quelles proportions cette allocation change en fonction de la taille des individus, mais aussi en fonction de l'environnement (disponibilité des ressources, principalement l'eau) et en fonction des groupes fonctionnels. Pour ce faire, la récolte destructive de la biomasse aérienne des arbres a été effectuée pour 21 espèces d'arbres indigènes et 2 espèces exotiques. Cet échantillonnage nous a permis de comparer l'accumulation totale de biomasse aérienne entre les espèces, de même que de comparer la croissance entre deux sites présentant un gradient de précipitation et de richesse du sol. Ce projet a aussi permis de comparer la distribution de la biomasse entre les feuilles, les branches et le tronc en fonction des espèces et des sites et de déterminer si une relation allométrique simple peut être établie entre la biomasse totale et des mesures de taille comme le diamètre à la base de l'arbre et la hauteur. Par ailleurs, le manque d'informations sur les traits fonctionnels des espèces étudiées ne nous a pas permis d'aborder le sujet lors des analyses.

Le taux de croissance des arbres varie grandement entre les espèces. Pour le tiers des espèces étudiées, l'accumulation de la biomasse aérienne est plus rapide au site plus humide et permet de penser que pour ces espèces, le choix du site semble important afin d'obtenir une croissance optimale. Certaines espèces indigènes performent aussi bien, sinon mieux que les espèces exotiques étudiées. Il est important de noter que l'allocation de la biomasse aux racines n'a pas été étudiée. Il est fort probable que la longueur de la saison sèche à Río Hato influence positivement la croissance racinaire au détriment de la croissance aérienne et qu'il soit possible d'observer ces différences au niveau des traits étudiés. L'étude des relations entre les ratios longueur de la couronne:diamètre de la couronne et longueur de la couronne:hauteur totale et la taille soulignent l'importance de retirer cet effet afin de comparer les sites principalement à cause de la présence d'espèces aux tailles très variées. Lorsque ces ratios sont corrigés, nous observons un effet de l'espèce très prononcé. Par ailleurs, ces traits qui diffèrent entre les sites pour certaines espèces sont plus grands à Soberania. Finalement, il y a une relation importante entre le diamètre à la base de l'arbre, mesure simple de croissance, et la biomasse totale ce qui permet de déterminer l'accumulation de la biomasse aérienne pour n'importe quelle espèce d'arbre dans des conditions environnementales très différentes en termes de précipitation et de richesse du sol au Panama.

Mots clés : biomasse aérienne, plantation d'arbres, gradient de précipitation, Tropiques, transformation d'Aitchison

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Les plantations d'arbres sont de plus en plus utilisées afin de lutter contre la déforestation. Des coupes forestières intensives pour la récolte du bois ou pour l'agriculture (Bilodeau Gauthier et Côté, 2005) ont lieu un peu partout autour du globe et de nombreuses recherches font état des conséquences qui en découlent au niveau environnemental (diminution de la biodiversité, changements climatiques, appauvrissement des sols ...) (Carpenter *et al.*, 2004 ; Fisher, 1995 ; Lugo, 1997 ; Xiao et Ceulemans, 2004). Depuis plusieurs années, de nombreuses solutions sont étudiées et mises de l'avant pour contrer les conséquences de la déforestation, notamment la plantation d'arbres (Bilodeau Gauthier et Côté, 2005 ; Butterfield, 1995 ; Carnevale et Montagnini, 2002 ; Lamb, 1998 ; Lugo, 1997). Malheureusement, le boisement en milieu tropical, souvent effectuée en grande monoculture, ne permet pas de conserver la grande biodiversité de ces milieux en plus d'utiliser principalement des espèces exotiques (Stier et Siebert, 2002). D'ailleurs, en 2003, quelques espèces exotiques seulement ont été plantées dans 89% des plantations commerciales du Panama (ANAM, 2003). D'autre part, ces espèces exotiques ne sont pas toujours adaptées aux conditions climatiques du lieu (Butterfield, 1995 ; Haggar, Briscoe et Butterfield, 1998). De plus, les grandes monocultures peuvent engendrer d'autres types de problèmes comme les risques d'épidémie (Lugo, 1997). Cette affirmation est d'autant plus vraie en région tropicale où très peu de recherches sont effectuées pour trouver des solutions pertinentes à cette problématique (Butterfield, 1995 ; Lugo, 1997 ; Piotto *et al.*, 2004 ; Stier et Siebert, 2002). D'autre part, l'enjeu de la forêt tropicale est très important puisqu'il est reconnu que la présence de grandes étendues de ce type de forêt joue un rôle important au niveau des changements climatiques. Il est donc urgent de trouver des solutions de rechange pertinentes concernant l'enjeu des forêts tropicales comme la diminution de la déforestation et la plantation d'arbres (Fearnside, 2000 ; Stier et Siebert, 2002).

Le projet de plantation d'espèces d'arbres indigènes au Panama, PRORENA, est un vaste projet cherchant à trouver des solutions à cette problématique. D'ailleurs, les objectifs de ce projet sont de démontrer qu'il est techniquement et financièrement possibles de faire de la reforestation d'espèces indigènes en milieu tropical, et surtout socialement intéressant de le faire (PRORENA, 2008). Ce projet de grande envergure est donc un terrain propice à la recherche visant à diversifier les connaissances actuelles en ce qui a trait à la croissance des différentes espèces indigènes qui y sont plantées afin de mieux comprendre leur autoécologie. Il y a d'ailleurs très peu d'informations disponibles sur la croissance des espèces d'arbres indigènes en milieu tropical (Piotto *et al.*, 2004). D'autre part, ce projet peut servir deux intérêts environnementaux majeurs à la fois soit le maintien de la biodiversité et les changements climatiques par l'augmentation des connaissances au niveau de l'accumulation de la biomasse aérienne en plantation (Stier et Siebert, 2002). C'est donc dans cette optique que le présent projet visera à déterminer l'allométrie de l'allocation de la biomasse et la morphologie de la cime de 23 espèces d'arbres tropicaux en fonction d'un gradient de précipitation et de richesse du sol.

État des connaissances

Dans un pays comme le Panama, les variations dans la composition des espèces végétales des forêts sont principalement liées à la quantité et à la distribution des précipitations sur l'ensemble du territoire plutôt qu'à la dispersion des semences (Condit, 1998 ; Santiago *et al.*, 2004 ; Santiago et Mulkey, 2005). Toutefois, la grande biodiversité végétale fait en sorte que la présence en quantité insuffisante de semenciers de chaque espèce peut empêcher la régénération naturelle par semis (Carnevale et Montagnini, 2002). Le renouvellement de la forêt peut aussi être modulé par le régime des feux ou la présence de *Saccharum spontaneum* L., une herbe exotique envahissante qui pousse très densément et qui empêche l'implantation des semis d'arbres ou d'herbacées (Hooper, Legendre et Condit, 2004). De plus, il

est admis que la pluie joue un rôle dans la quantité de lumière disponible pour les plantes (présence d'un couvert nuageux plus important) (Santiago et Mulkey, 2005), de même qu'au niveau de l'humidité relative (Santiago et al., 2004). D'autre part, l'augmentation des précipitations permet une plus grande disponibilité des nutriments et de l'eau (Santiago et al., 2004), mais peuvent, lorsqu'elles sont trop importantes et qu'il y a saturation en eau du sol, diminuer la disponibilité en oxygène pour les racines (Cavalier, Wright et Santamaria, 1999 ; Schuur et Matson, 2001) et en nutriments (Santiago et Mulkey, 2005). Il apparaît donc évident que le climat, plus précisément le régime de précipitation, peut jouer un rôle important à plusieurs niveaux de la croissance des arbres. L'utilisation d'un gradient naturel de précipitation est donc une façon simple en milieu tropical d'observer le rôle de l'eau sur la croissance (Santiago et Mulkey, 2005) et la distribution des espèces d'arbres (Condit, 1998).

Allométrie de l'allocation de la biomasse

De façon générale, il est possible de définir l'allométrie comme étant la différence entre les proportions des différentes parties ou organes d'un organisme en fonction de la taille de cet organisme (Gould, 1966). Autrement dit, l'allocation de la biomasse, par exemple, se fait de façon proportionnelle entre les compartiments de l'arbre (tronc, branches, feuilles et racines) et ce malgré une masse totale pour chacun des organes très différente. Ces relations d'allométrie peuvent aussi être établies entre la biomasse et certaines mesures de taille comme le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur totale de l'arbre (Monserud et Marshall, 1999). Par ailleurs, l'allométrie de l'allocation de la biomasse devrait être constante pour une espèce donnée à une taille ou un stade de développement donné. Toutefois, il est aussi possible de supposer que ces relations d'allométrie sont dues à des pressions de sélection et à des contraintes environnementales qui font varier les proportions entre les compartiments (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Gould, 1966 ; McConnaughay et Coleman, 1999).

L'équation de base des relations d'allométrie est de la forme suivante :

$$Y = \alpha X^\beta \quad \text{Éq. 1}$$

où X et Y sont les variables à l'étude, α l'ordonnée à l'origine de Y et β est le coefficient d'allométrie (Gould, 1966 ; Monserud et Marshall, 1999 ; Nelson *et al.*, 1999). Par contre, habituellement, la forme log-transformée suivante :

$$\log(Y) = \log(\alpha) + \beta \log(X) \quad \text{Éq. 2}$$

est utilisée puisqu'elle permet d'homogénéiser la variance et ainsi d'augmenter la validité du test statistique utilisé (Monserud et Marshall, 1999 ; Onyekwelu, 2004). Il est toutefois important de noter que pour obtenir une estimation non-biaisée de la biomasse, il est nécessaire de corriger le biais induit par le changement d'échelle. Cette correction est effectuée à partir d'un facteur de correction qui peut être calculé à partir des variances (Baskerville, 1972 ; Onyekwelu, 2004 ; Sprugel, 1983 ; Yandle et Wiant Jr., 1981) ou de façon plus robuste à l'aide d'un ratio qui permet d'estimer la correction :

$$\text{Estimé de la vraie biomasse de la population} = \frac{\text{vraie biomasse de l'échantillon}}{\text{biomasse estimée de l'échantillon}} \times \text{biomasse estimée de la population} \quad \text{Éq. 3}$$

qui est beaucoup plus adéquat pour les petits échantillons (Snowdon, 1991). Ce type d'erreur est généralement très faible, mais l'existence d'un facteur de correction facile à utiliser fait en sorte que le biais devrait toujours être corrigé lors de l'utilisation de l'équation d'allométrie pour l'estimation de la biomasse (Snowdon, 1991 ; Sprugel, 1983).

D'autre part, il est intéressant de noter que plusieurs types de relation d'allométrie peuvent être développés. Dans un premier temps, il apparaît beaucoup plus pertinent d'établir des relations entre la biomasse des

différents compartiments de l'arbre plutôt qu'entre chacune des sections et la biomasse totale de l'arbre afin d'assurer l'indépendance des variables (Ketterings *et al.*, 2001). Ensuite, puisque l'échantillonnage effectué pour recueillir les données de biomasse est destructif en plus de demander beaucoup de travail, il apparaît très intéressant de développer des relations d'allométrie entre les différents compartiments de l'arbre et des mesures de taille plus simples à obtenir telles que le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur totale de l'arbre (Ter-Mikaelian et Korzukhin, 1997). Il est aussi possible de faire la même chose avec la biomasse totale de l'arbre et les mêmes mesures de taille (Ketterings *et al.*, 2001). Certains auteurs affirment que la hauteur n'ajoute pas suffisamment de précision pour devoir être prise en considération (Onyekwelu, 2004 ; Pérez Cordero et Kanninen, 2002 ; Xiao et Ceulemans, 2004) alors que d'autres démontrent qu'elle peut être importante, particulièrement lors de la comparaison des sites entre eux. Il faut alors prendre les deux variables en considération (Ketterings *et al.*, 2001 ; Nelson *et al.*, 1999). Il est aussi possible d'estimer un paramètre expliquant la relation entre le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur pour le site étudié lorsque ces derniers sont fortement corrélés entre eux et d'utiliser ce paramètre lors du développement de la relation d'allométrie (Ketterings *et al.*, 2001). La relation d'allométrie développée entre la biomasse totale et des mesures de taille faciles à mesurer peut ensuite être utilisée pour déterminer la biomasse d'un arbre, ou à plus grande échelle, d'une forêt sans avoir à effectuer un second échantillonnage destructif ou qui demande un grand investissement de temps (Ketterings *et al.*, 2001 ; Nelson *et al.*, 1999 ; Pérez Cordero et Kanninen, 2002 ; Ter-Mikaelian et Korzukhin, 1997). D'autre part, même lors de l'estimation de la biomasse d'une forêt, les relations d'allométrie au niveau de l'espèce sont privilégiées puisque chaque espèce a sa propre autoécologie. Ces données sont par ailleurs presque inexistantes en milieu tropical (Ketterings *et al.*, 2001).

En fonction de la taille

Tel que mentionné précédemment, il est intéressant de noter que l'allométrie de l'allocation de la biomasse varie généralement en fonction de la taille des individus et non pas en fonction de l'âge des arbres (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994). En effet, de façon générale, les proportions de biomasse entre les différents compartiments de l'arbre varieront au cours des différents stades de développement en fonction de l'espèce pour rencontrer les demandes physiologiques en lien avec la taille, mais aussi les contraintes physiques et mécaniques pour l'obtention d'une taille supérieure (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Delagrange *et al.*, 2004 ; Gould, 1966). En effet, il est certain que les espèces qui allouent une plus grande part de leur biomasse à leur tronc seront plus en mesure d'atteindre une grande taille par rapport aux autres espèces (O'Brien *et al.*, 1995). Il est donc très pertinent de prendre en considération la taille des individus lors du développement des relations d'allométrie puisque l'extrapolation des résultats à l'extérieur de l'étendue des données utilisées est injustifiée pour les raisons invoquées précédemment (Delagrange *et al.*, 2004 ; Nelson *et al.*, 1999 ; Pérez Cordero et Kanninen, 2002).

En fonction de l'environnement

D'autre part, puisque les plantes ont une plasticité physiologique et morphologique importante (Coomes et Grubb, 1998 ; Delagrange *et al.*, 2004), il est possible qu'elles modifient l'allométrie de l'allocation de leur biomasse en fonction de leur environnement et en fonction de la disponibilité de certaines ressources qui sont importantes pour leur croissance (Lewis et Tanner, 2000 ; McConnaughay et Coleman, 1999). Il est donc possible de supposer que les relations d'allométrie de chaque espèce peuvent varier en fonction du site et des conditions environnementales qui s'y attachent (richesse du sol, précipitation, etc.) (Ketterings *et al.*, 2001 ; López-Serrano *et al.*, 2005 ; Ter-Mikaelian et Korzukhin, 1997 ; Zianis et Mencuccini, 2004). Par ailleurs, considérant le fait que l'humidité disponible est le facteur

environnemental qui est à l'origine de la variabilité entre les sites (Pérez Cordero et Kanninen, 2002) puisque la disponibilité des nutriments dépend de l'humidité (Coyle et Coleman, 2005), il est possible de prétendre qu'une espèce donnée aura un patron d'allométrie de l'allocation de la biomasse différent en fonction d'un gradient de précipitation. D'ailleurs, il a été démontré à de nombreuses reprises qu'une plus grande disponibilité de l'eau et des nutriments fait diminuer la portion de biomasse allouée aux racines (Canham *et al.*, 1996 ; Coyle et Coleman, 2005) et augmenter la quantité attribuée au tronc et aux branches. Toutefois, d'autres facteurs comme le groupe fonctionnel doivent être pris en considération.

En fonction du groupe fonctionnel

Le taux de croissance des arbres varie évidemment en fonction de l'espèce, mais aussi en fonction du groupe fonctionnel de cette espèce. On distingue tout d'abord deux grands groupes fonctionnels qui sont définis par la capacité d'une espèce à tolérer l'ombre. Dans le premier groupe, on retrouve les espèces pionnières, c'est-à-dire intolérantes à l'ombre qui ont un taux de croissance très rapide et qui tolèrent mieux les variations d'humidité du sol. Ces espèces ont souvent des feuilles ayant une courte durée de vie (souvent décidues). Ces espèces sont les premières à s'installer dans les endroits dégagés alors que le second groupe comporte toutes les espèces qui peuvent croître sous le couvert d'autres espèces (Condit, Hubbell et Foster, 1996). La croissance de ces dernières est plus lente et elles sont aussi moins tolérantes aux variations du taux d'humidité du sol. Ces espèces sont aussi moins souvent décidues. Outre leur tolérance à l'ombre qui diffère, ces deux groupes fonctionnels ont généralement des patrons d'allocation de la biomasse différents afin de répondre à leurs besoins pendant leur développement, mais ce n'est pas toujours le cas (Paquette, Bouchard et Cogliastro, 2007). En effet, le taux de croissance des arbres varient selon les espèces en fonction de l'allocation des ressources aux différents compartiments de l'arbre (O'Brien *et al.*, 1995). En règle générale, on estime

que les espèces pionnières investissent plus d'énergie au niveau des branches et du tronc pour favoriser une croissance en hauteur alors que les espèces plus tolérantes allouent de façon préférentielle leur biomasse au niveau des racines et des feuilles afin de mieux survivre aux conditions lumineuses (Kohyama et Hotta, 1990 ; Menalled, Kelty et Ewel, 1998). Il est toutefois important de noter qu'en milieu ouvert (comme dans une plantation) le taux de croissance de ces espèces sera plus rapide et par conséquent la proportion de biomasse allouée au bois par rapport aux feuilles sera plus grande qu'en milieu ombragé (Sterck, 1999). À la lumière de ces informations, il est possible de penser que l'allométrie de l'allocation de la biomasse varie en fonction de ces groupes fonctionnels.

Une autre façon de classer les espèces d'arbres tropicaux qui chevauche un peu la précédente est de les séparer en fonction de la persistance de leur feuillage. Certaines espèces ont des feuilles persistantes (souvent des espèces tolérantes à l'ombre) alors que d'autres perdent leurs feuilles (souvent des espèces pionnières). Il est important de noter que ces dernières ne sont pas nécessairement décidues en même temps et que ce ne sont pas tous les individus d'une même espèce qui perdent leurs feuilles au même moment ou chaque année (Condit *et al.*, 2000).

La persistance des feuilles en milieu tropical est une adaptation de l'arbre à son environnement, particulièrement à la sécheresse. Tout d'abord, puisque les feuilles persistantes ont une durée de vie beaucoup plus longue, la fabrication de composés de résistance aux dommages externes amène une allocation de la biomasse au niveau des feuilles plus importante que chez les espèces décidues (Delagrange *et al.*, 2008). D'autre part, le maintien des feuilles pendant la saison sèche implique la présence d'un système racinaire plus important en profondeur afin d'être en mesure d'absorber suffisamment d'eau pour la survie et pour faire de la photosynthèse (Eamus, 1999). Il est donc possible de penser que l'allocation de la biomasse racinaire sera plus importante pour ces espèces. Par ailleurs, le taux de photosynthèse est plus faible pendant cette saison, mais il permet aux espèces aux feuilles

persistantes de continuer l'assimilation du carbone pendant toute l'année alors que les arbres qui ont perdus leurs feuilles arrêtent d'assimiler pendant les mois où ils n'ont plus de feuillage (Eamus, 1999). Par ailleurs, les feuilles décidues sont capables de fixer une plus grande quantité de carbone sur un court laps de temps par rapport aux feuilles persistantes qui fixent le carbone pendant toute l'année à un taux plus faible (Eamus, 1999). Il y est donc possible de croire que l'allométrie de l'allocation de la biomasse varie en fonction de ces deux autres groupes fonctionnels aussi.

En somme, les relations d'allométrie de l'allocation de la biomasse peuvent varier en fonction de trois facteurs : taille, environnement et groupe fonctionnel. Il est primordial de tenter de combler le manque d'informations sur les espèces indigènes puisque ces lacunes empêche l'utilisation de ces espèces à des fins de plantations, notamment en fonction de leur potentiel de séquestration du carbone (Ketterings et al., 2001 ; Kraenzel et al., 2003 ; Xiao et Ceulemans, 2004 ; Zianis et Mencuccini, 2004). L'enrichissement des connaissances au niveau des estimés de la biomasse de chacune des sections aériennes de l'arbre (le tronc, les branches et les feuilles) et des relations existantes entre ces compartiments et certaines mesures de taille sera bénéfique pour de nombreuses espèces tropicales (Chave et al., 2003 ; Kraenzel et al., 2003 ; Nelson et al., 1999). Ces données seront renforcit par la comparaison entre deux sites au régime de précipitation différent et s'avèreront particulièrement utiles pour la production de bois par les plantations (Haggar, Briscoe et Butterfield, 1998), mais aussi au niveau plus global des changements climatiques en lien avec la séquestration du carbone (Xiao et Ceulemans, 2004).

Objectifs de travail

À travers la section « État des connaissances », il a été bien démontré que l'autoécologie de la plupart des espèces d'arbres tropicaux n'est pas ou presque pas décrite. Cette absence d'information est d'autant plus importante dans le cadre d'un projet comme PRORENA. En effet, afin de démontrer la

faisabilité technique, financière et sociale des plantations d'arbres indigènes, il est nécessaire d'obtenir un maximum de données concernant l'autoécologie de ces arbres pour être en mesure de faire un choix éclairé à propos des espèces à utiliser en fonction des besoins. Il apparaît donc particulièrement pertinent d'enrichir les connaissances au niveau de la croissance de plusieurs espèces d'arbres indigènes du Panama.

Méthodologie

Le principal objectif de cette étude est donc de déterminer l'allométrie de l'allocation de la biomasse des arbres pour mieux connaître l'autoécologie des espèces étudiées. Pour remplir les objectifs de recherche de ce projet de maîtrise, la biomasse aérienne de 21 espèces indigènes et 2 espèces exotiques en plantation au Panama a été mesurée à la suite d'un échantillonnage destructif en 2005. Plantés deux ans auparavant par PRORENA, projet de reforestation avec des espèces indigènes, les arbres échantillonnés se retrouvent sur un site humide et fertile situé dans le Parc National de Soberania, et un site plus sec et pauvre à Río Hato dans la province de Coclé. Six individus par espèce et par site ont été mesurés, coupés puis pesés afin d'en évaluer la biomasse totale.

À partir de ces résultats, il a été possible de comparer l'accumulation de la biomasse aérienne en fonction des espèces, de la taille et des sites, ainsi que de déterminer des équations d'allométrie générales permettant d'estimer la biomasse en fonction de mesures simples et non-destructives.

Les détails de la méthodologie employée sont décrits dans l'article présenté au chapitre 1, de même que dans le protocole d'échantillonnage de la biomasse élaboré pour le projet PRORENA (Bastien-Henri, Park et Dent, 2005).

CHAPITRE I

BIOMASS ACCUMULATION AND PARTITIONING IN TROPICAL TREE PLANTATIONS: EFFECTS OF SPECIES, SIZE AND SITE CONDITIONS

Sara Bastien-Henri, Christian Messier and Andrew Park

1.1 Résumé

Les plantations d'arbres en milieu tropical se font à des fins écologiques et économiques. Jusqu'à récemment, quelques espèces exotiques à croissance rapide telles que le teck et l'acacia étaient plantées. Une association du Smithsonian Tropical Research Institute et de Yale School of Forestry au Panama est en train d'évaluer des espèces d'arbres indigènes et exotiques pour leur potentiel de rétablissement du couvert forestier dans d'anciens pâturages. Nous avons évalué par échantillonnage destructif l'allocation de la biomasse aérienne de 21 espèces indigènes et 2 espèces exotiques plantées sur deux sites recevant annuellement 2226 [site humide] et 1107 mm/an [site sec] de précipitation. La biomasse totale sèche a été déterminée à partir de la biomasse des feuilles, branches et tronc. Certains traits morphologiques de la couronne ont été analysés, notamment les ratios hauteur de la couronne:hauteur totale (CL/D), biomasse foliaire:biomasse ligneuse et longueur de la couronne:diamètre de la couronne (LCR). Le tiers des espèces ont une biomasse totale différente entre les sites et demandent une sélection du site plus précise. CL/D et LCR semblent reliés à la taille ce qui commande une correction pour l'effet taille. Les traits de la couronne transformés selon Aitchison révèlent un important effet de l'espèce. Ces traits présentent des différences entre les sites pour certaines espèces. Finalement, le diamètre à la base de l'arbre peut être utilisé pour prédire la biomasse aérienne en plantation sans égard à la condition du site ou à l'espèce.

Mots clés : biomasse aérienne, plantation d'arbres, gradient de précipitation, Tropiques, transformation d'Aitchison

1.2 Abstract

Tree plantations are used in the tropics for economic and ecological restoration purposes. Until recently, however, a large majority of plantations used non-native fast-growing species such as teak and acacia. An effort led by the Smithsonian Tropical Research Institute and Yale School of Forestry in Panama, is being evaluating native and non-native tree species for their potential to re-establish tree cover on degraded land. In this study we evaluated above-ground biomass partitioning of 21 native and 2 non-native tree species that were planted in two locations with 2226 (wet site) and 1107 (dry site) mm rain yr⁻¹. Total dry biomass was assessed using leaves, branches and stem biomass. Crown morphological traits were investigated, and included live crown ratio (LCR), leaf biomass : woody biomass and crown length : crown diameter ratios (CL/D). One third of the species has a total biomass accumulation different between sites and may necessitate more precise site selection. CL/D and LCR seem related to size indicating the need to correct for size effect. Aitchison transformed crown traits reveal an important species effect. These traits present differences between sites for various species. Finally, basal diameter can predict biomass in plantation without consideration of site conditions or species.

Key words: above-ground biomass, tree plantation, rainfall gradient, Tropics, Aitchison transformation

1.3 Introduction

Tropical forests are primarily cleared for agriculture and pasture (I.T.T.O., 2002). Such agricultural activities have caused the deforestation of a significant proportion of the tropics. To remediate this problem, tree plantations using exotic species such as *Tectona grandis*, *Acacia mangium* and *Eucalyptus* sp. have been used in the past, but they provide limited ecological services (Craven *et al.*, 2007 ; Stier et Siebert, 2002). More recently, a number of field trials showing that nursery practices and silviculture of native species can be developed have supported the surge in interest in planting native species. Moreover, commercial (timber and carbon sequestration), ecological and local interests can be addressed by planting native species (Carpenter *et al.*, 2004 ; Fisher, 1995 ; Lugo, 1997 ; Xiao et Ceulemans, 2004). For some native tree species, there is a growing body of information on their performance (growth and survival) in plantation (Butterfield, 1995 ; Lugo, 1997 ; Piotto *et al.*, 2004 ; Stier et Siebert, 2002). However, most native tree plantations have been established only on a single site, representative of a particular climatic condition or region (King, 1991 ; Menalled et Kelty, 2001 ; Petit et Montagnini, 2006), making it difficult to extrapolate their growth potential to other sites or conditions.

The most important climatic factor that affects tree growth in the tropics is precipitation. Species distribution (Condit, 1998 ; Engelbrecht *et al.*, 2007 ; Santiago *et al.*, 2004 ; Santiago et Mulkey, 2005) and productivity (Austin et Vitousek, 1998 ; Coyle et Coleman, 2005) are closely related to rainfall patterns and water availability. Furthermore, litter quality, modified by rainfall importance, indirectly affects plant community composition and productivity (Santiago et Mulkey, 2005). Nutrient availability is also affected by the amount of precipitation (Coyle et Coleman, 2005 ; Santiago *et al.*, 2004).

Greatly improved knowledge of species site relations and the influence of regional climate over tree productivity are needed to fill the gaps about

tropical native tree species and to allow landowners to select appropriate native tree species for their particular climate and region. In particular, comparative studies performed along gradients of site conditions, and in regional climates with different precipitation regimes or soils are needed (Condit, 1998 ; Craven *et al.*, 2007 ; Santiago et Mulkey, 2005 ; Wishnie *et al.*, 2007.).

Many tropical tree species have developed some level of physiological, morphological or phenotypical plasticity to varying water availability. Photosynthetic rates, species-specific water use efficiency, dark respiration and foliar C:N ratios contribute to variations in biomass accumulation among species and along rainfall gradients (Craven *et al.*, 2007 ; Mulkey et Wright, 1996). Trees often display year to year phenotypic plasticity (Coomes et Grubb, 1998 ; Delagrange *et al.*, 2004) in relation to seasonal environmental signals. These intraspecific variations allow plants to maximize their functional fitness in response to a changing environment (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Lewis et Tanner, 2000 ; McConnaughay et Coleman, 1999). Some previous studies showed that selective pressure (O'Brien *et al.*, 1995) and environmental constraints can lead to variations in the proportions of biomass allocated among compartments (plant tissues with different purposes e.g. stem and roots) (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Gould, 1966 ; Lewis et Tanner, 2000 ; McConnaughay et Coleman, 1999). For example, it has been shown many times that higher water and nutrient availability reduce root biomass and increase relative allocation to stem and branches biomass (Canham *et al.*, 1996 ; Coyle et Coleman, 2005).

An allometric relationship is defined as the difference between the proportions of an organism's parts or organs as a function of the organism's size (Gould, 1966). For trees, allometry is the proportional biomass partitioning among the major compartments (leaves, branches, stem and roots) at a given size or developmental stage. Many authors have found that allometric relationships vary when trees are growing in different site

conditions (Ketterings *et al.*, 2001 ; López-Serrano *et al.*, 2005 ; Ter-Mikaelian et Korzukhin, 1997 ; Zianis et Mencuccini, 2004).

Moreover, for any species, biomass partitioning between tree compartments during different developmental stages varies to meet physiological demands that are linked to size-related physical and mechanical constraints (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Delagrange *et al.*, 2004 ; Gould, 1966 ; Niinemets, 1998). Local environmental variables, such as soil fertility, and differences in regional climates affect photosynthetic rates and biomass partitioning that translate into large intra-specific differences in tree size at a given age. Such size related differences in allometric relationships need to be factored in when comparing intra- and inter-specific allometric differences among sites.

In this paper, we compare the biomass production and partitioning among 21 native and two exotic tree species. Our primary objectives were (i) to compare biomass allocation among above-ground compartments of trees growing on two sites with different regional climates and soil characteristics to investigate possible crown morphological traits that might explain the overall growth differences found among tree species and between sites, (ii) to compare allometric relationships among species while adjusting for species-specific differences in size and (iii) to develop allometric relationships between total biomass and basal diameter and height.

1.4 Methods

1.4.1 Study sites and experimental design

Our research sites were located in two large species selection trials established by PRORENA, the native species reforestation project of the Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) and Yale School of Forestry and Environmental Studies. These sites are representative of regional climatic and edaphic extremes that occur across the Isthmus of Panama (Figure 1.1). Soberania National Park (hereafter “Soberania”) received an

average of 2226 mm annual rainfall between 1966 and 2003, with a 4.1-month dry season during which less than 100 mm of rain fell every month. With a 6.7-month dry season and an average annual rainfall of 1107 mm, Río Hato is part of the driest region of Panama along the Pacific coast in Coclé Province. (Wishnie *et al.*, 2007.). Soberania is characterized by rolling terrain punctuated by moist depressions. Río Hato has a flat or gently rolling terrain with impoverished soils due to intensive pasture. Soils at Soberania are primarily clays and silty clay loams, whereas the texture of Río Hato's mineral soils ranges from loamy sand to heavy clay (Park, Submitted). The soils at Río Hato were less fertile than those of Soberania, with considerably lower cation exchange capacities and concentrations of N, K, Mg and P (Craven *et al.*, 2007).

In 2003, twenty-one native and two exotic tree species were planted at both sites in monoculture plots of 20 trees (initial spacing of 3m x 3m). At the moment of planting, trees were 2 to 8 months old depending of the time necessary for the development of the small seedling in container. Three replicates of every plot were established at random in each block (3 plots per block x 3 blocks = 9 replicates per site). At both site, the day of planting (12-72-12 N-P-K) and again two months later (Phosphate), 115g/plant of granular fertilizer was applied. Competing vegetation was cut with machetes on a regular basis at least 3 times every year (Wishnie *et al.*, 2007.). Species were chosen for their forest restoration potential, timber value, and silvopastoral use (Table 1.1) (see (Wishnie *et al.*, 2007.) for further details). After two years of growth in plantation, all plots were thinned to 50 percent of their original density by cutting alternate stems in every row, irrespective of their size and condition.

The planned thinning gave us the opportunity to compare total tree biomass and partitioning using destructive sampling methods. Between July and September 2005, six two-year-old trees per species were selected for biomass measurement from each of the two sites. Trees were selected using

stratified random sampling to ensure that individuals were representative of the complete range of sizes found in each plantation. At each site, basal diameter distributions for every species were based on previous measurement and two sample trees were selected per third of percentile of the distribution. In total, six stems of each species were selected for sampling from each site.

1.4.2 Data collection

Prior to cutting the trees, a complete set of crown and stem measurements were taken. These included basal diameter at 50 mm above the ground (BD), diameter at the base of the crown below the first branch, diameter at breast height (DBH, taken 1.3 m above the ground), total height (from the ground to the highest leaf or leaflet, H), height of the lowest leaf or leaflet, and crown diameter (average from the maximum diameter and of the diameter perpendicular to it [CD]).

The biomass harvesting method was based on the biomass subsampling method of Snowdon *et al.* (2002), adapted, when necessary, to the crown morphologies of our subject species. When possible, all the branches were removed before the tree was cut to avoid the loss of leaves and twigs. As leaves may differ in area and thickness according to their location in the canopy, the crown was separated into three parts (bottom, middle and top) to sample the full range of leaf properties (Snowdon *et al.*, 2002). Small trees and those whose canopies grew as single layers near the apex of the trunk were either not divided or were separated into two parts only. Main stems were weighed separately. Once removed from the stem, branches were pooled by section (bottom, middle and top of the crown) and weighed. Fresh weights were measured with a hanging scale with an accuracy of $\pm 25\text{g}$ was used for stems, branches and large collections of leaves, and an electronic top-loading balance with an accuracy of $\pm 0.01\text{g}$ was preferred for tissues that weighed fewer than 500g.

To manage the large amount of leaves and wood produced by the harvesting, subsamples of each of the three crown sections were then chosen for dry weight determination, following Snowdon *et al.* (2002). For this step, it was important to choose a sample representative of the proportion of leaves and branches for the section sampled (bottom, middle or top) in order to extrapolate the sample dry weight (leaves and branches separately) to the whole section (Snowdon *et al.*, 2002). Samples were chosen visually to represent the average branches from each crown section in terms of the concentration of leaves around branches, numbers of branches and twigs, and the dimensions of the main branch. Leaves were removed from the sampled branches and the wet weight of each component of the sample (leaves and branches) was determined separately.

For monopodial trees, the trunk was defined as the whole length of the stem from soil level to the highest point (including the leader) after removal of the branches. The trunk of monopodial trees was separated into three parts of equal length, and weighed before taking cross-sectional samples to determine oven-dry weight. When a tree had two or more major branches sprouting from the base, it was considered a multistemmed tree. In these cases, no principal stem was defined, and all branches identified as a “multistem” were weighed together.

Stem subsamples consisted of two disks of 3 cm in width (cookies) cut on either side of the center of mass of each stem section to compensate for variations in stem form and wood density in relation to tree height. These cookies were weighed immediately after cutting. Samples were then stored in paper bags before drying. Multistem subsamples consisted of two portions of approximately 20 cm from each multistem (one from the upper and one from the lower part of the branch). When large numbers of stems were present in multiple stemmed trees (e.g. *Diphysa robinoides*), we selected a representative subsample of stems based on their length, diameter, and their total number. Two portions of approximately 20 cm from each selected

multistem were taken and processed in the same way as monopodial stem cookies.

No field work was done during or just after rain events to avoid accumulating biases in the fresh weight of the tissues due to water droplets. Tissues were processed as fast as possible after being cut to avoid drying of the fresh material (Snowdon *et al.*, 2002). After collection, samples were placed in a low humidity storage room to avoid the growth of mould or decomposition. They were then oven-dried to constant weight at 65°C in an industrial-scale wood drying oven operated by Materiales Orozco y Puertas Orozco in Chepo, Panama.

All subsamples were weighed with the electronic balance after drying and the total dry biomass was extrapolated. From the dry weight/fresh weight ratio of each stem, branches and leaves sample, a proportion was calculated to determine dry biomass of the compartment from the fresh weight using this formula:

$$DW_c = \left(\frac{DW_s}{FW_s} \right) \times FW_c \quad \text{Eq. 4}$$

where DW_c = Dry weight of a section of a compartment, FW_c = Fresh weight of a section of a compartment, DW_s = dry weight of the sample and FW_s = fresh weight of the sample (Snowdon *et al.*, 2002). Section biomasses calculated using Equation 4 were summed to obtain estimates of the total dry biomass of leaves, branches and trunk for the whole plant. The sum of these three components gave an estimate of the total above-ground dry biomass.

1.4.3 Statistical analysis

Two-way analysis of variance (ANOVA) with site and species as the main fixed effects was used as an omnibus test to compare above-ground biomass among sites. Biomass distribution is expected to change with size to meet physical and mechanical constraints. As a result, log-transformed data of leaf

dry weight/woody biomass, live crown ratio and crown length/crown diameter ratio are expected to vary linearly with total biomass. Linear regression between log-transformed data of total biomass and each crown traits was then used to explore the importance of removing size effect from the data (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994 ; Delagrange *et al.*, 2004). Comparing 23 species with different growth rates, it appears necessary to remove size effect to determine whether intra-specific differences between sites come from size only (allometric restriction) or from an effect of site. We applied an Aitchison transformation (Aitchison, 1986) to control for the effect of tree size on the development of the crown traits that were being used as explanatory variables. The Aitchison transformation adjusts the value of a given trait in a given individual by subtracting from it a weighted sum of all the traits being considered as measures of size. This relationship is given in the following equation:

$$y_{ij} = \log x_{ij} - \frac{1}{p} \sum_i^p \log x_{ij} \quad \text{Eq. 5}$$

where y_{ij} is the adjusted value of the j th trait in the i th individual, p is the number of characters included in the analysis, and x_{ij} is the unadjusted value of trait j in the i th individual (Peres-Neto et Magnan, 2004). The net result of Equation 5 is to put the value of any crown trait in proportional relationship to the average value of all crown traits considered in the ratio studied. The Aitchison ratio has the advantage of maintaining the independence of the explanatory variable on test while using a composite of all available variables to develop a global measure of size (Peres-Neto et Magnan, 2004). Furthermore, by scaling the trait-size relationship independently for each individual, the Aitchison transformation circumvents the challenge of heterogeneous regression slopes (Peres-Neto et Magnan, 2004 ; Reist, 1986).

The Aitchison transformation was calculated separately for the live crown ratio, leaf dry weight:woody biomass and crown length:crown diameter ratios. Crown length and total tree height were the two traits used to adjust live crown ratio. Leaf biomass and woody biomass (branches and stem biomass)

were the ones for the leaf dry weight:woody biomass and crown length and crown diameter for the third ratio. The transformed data were analysed using a non-parametric Wilcoxon rank-sum test to compare individual species among sites. An alpha value of 0.10 was chosen to compensate for the relatively low statistical power occasioned by the small sample sizes (n=6 maximum at each site).

Finally, for the pooled species, we performed analyses of covariance (ANCOVA) to separate the effects of site (fixed effect) from the ability of height and basal diameter to predict total biomass. Variables were log-transformed prior to the analysis to linearize the data.

Statistical comparisons of species biomass between sites were done on 14 species for which we had biomass data from at least four individuals per site as we consider n=4 the minimum threshold for a representative sample. Problems in sample processing at Río Hato necessitated the elimination of *Astronium graveolens*, *Calycophyllum candidissimum*, *Copaifera aromatica*, *Guazuma ulmifolia*, *Luehea seemannii*, *Samanea saman*, *Spondias mombin*, *T. grandis* and *Terminalia amazonia* from the data set. All statistical analyses were performed using JMP version 6 (SAS Institute, Carry, NC).

1.5 Results

1.5.1 Biomass accumulation among species and sites

Total biomass in two-year-old trees was significantly different between species ($F_{13,118} = 13.33$, $P < 0.001$) and between sites ($F_{1,118} = 38.99$, $P < 0.001$). The species by site interaction was also significant ($F_{13,118} = 2.0645$, $P = 0.0212$). The significant interaction imposes to compare sites per species. Post-hoc test were performed to compare sites. Figure 1.2 presents species ranked by total biomass with post-hoc probabilities for site comparison. Six of the 14 species on test returned significant a posteriori at the $\alpha = 0.1$ level. These species: *C. glandulosa*, *D. panamensis*, *E. fusca*, *G. sepium*, *I. punctata*,

O. pyramidale and *T. rosea* had between 225 percent (*I. punctata*) and 775 percent (*D. panamensis*) greater total biomass at Soberania than at Río Hato.

As shown in Table 1.2, biomass partitioning among leaves, branches and stem differed among species and sites. For example, at Soberania, the smallest species, *C. aromatica* presented an average total dry aboveground biomass of 238g with 91g in leaf biomass, 67g in branch biomass and 81g in stem biomass. Intermediate species, such as the native timber species *P. quinata*, produced 1236g of leaf, 2051g of branches and 2012g of stem for a total biomass of almost 5.3kg, whereas the leguminous tree *E. fusca* produced a total biomass of 8.6kg, with 2184g of leaf, 3345g of branches and 3031g of stem. The largest tree species, the leguminous *G. sepium* reached a total biomass of 29kg (Leaf: 2905g, Branches: 7462g and Stem: 18641g) while exotic timber and leguminous species *A. mangium* reached 29.8kg (Leaf: 7505g, Branches: 7300g and Stem: 15031g).

1.5.2 Crown morphological traits

Some of the crown morphological traits investigated in this study were significantly related to total biomass (Figure 1.3), illustrating an ontogenic effect of size. Live crown ratio (LCR, $R^2 = 0.2270$, $P < 0.0001$) and crown length:diameter ratio (CL/D, $R^2 = 0.1601$, $P < 0.0001$) had significant, even though weak, relationships with total biomass. The ratio of leaf biomass over woody biomass was unrelated to total biomass ($R^2 = 0.01$, $P = 0.1398$). The same regressions performed using Aitchison transformed ratios yielded nearly identical results (LCR: $R^2 = 0.2270$, $P < 0.0001$, and CL/D, $R^2 = 0.1595$, $P < 0.0001$).

Removing the effect of size using the Aitchison transformation allowed us to compare size-adjusted crown traits ratios per site and among species. The Aitchison transformed values in Figure 1.4 illustrate inter-specific differences in the size adjusted leaf over woody biomass ratio, crown length to crown diameter and live crown ratios on both sites. As observed with the

regressions, there was no clear relationship between these size-adjusted ratios and increasing total biomass. For live crown ratio, we also observed inter-specific differences. However, interestingly, no species with a high total biomass presents a small live crown ratio.

Table 1.3 shows Wilcoxon rank-sum probabilities for live crown ratio, crown length:crown diameter and leaf dry weight:woody biomass ratios that were significantly different at both sites ($\alpha = 0.1$). In almost every case where differences were recorded, the values of these traits were larger at Soberania, indicating a longer crown in comparison with total tree height, a longer crown in comparison with crown diameter, or more leaf dry biomass relative to woody biomass. Live crown ratio were significantly larger at Soberania for *C. glandulosa*, *D. panamensis*, *P. quinata* and *T. rosea*, while crown length:crown diameter ratio were larger at Soberania for *A. mangium*, *D. panamensis* and *I. punctata*. *Colubrina glandulosa*, *D. panamensis* and *E. fusca* were the species with a significant larger leaf dry biomass:woody biomass ratio at Soberania. Exceptions to this general pattern with a significant higher ratio at Río Hato relative to Soberania were *G. sepium* for live crown ratio, *E. fusca* and *P. quinata* for crown length:crown diameter ratio and *D. robinoides* and *G. sepium* for leaf dry biomass:woody biomass ratio (Figure 1.4). Both crown morphological ratios and leaf over woody biomass ratio reacted independently to site. Some species showed a combination of significantly different ratios. *G. sepium* had a longer crown and more leaves at Río Hato, while *C. glandulosa* had a longer crown and more leaves at Soberania. *E. fusca* had a wider crown and more leaves at Soberania and *P. quinata* had a longer and wider crown at Soberania. *D. panamensis* was the only species with all three ratios significantly higher at Soberania; that is a longer and thinner crown with more leaves biomass by woody tissues.

1.5.2 Allometric relationships

Site-specific slopes for the relationship between log transformed basal

diameter and log transformed above-ground biomass were homogeneous (ANCOVA, site x species interaction, $F_{17, 143} = 1.0431$, $P = 0.3083$; see Table 1.4). Thus, for both sites combined, basal diameter was a strong and highly significant ($R^2 = 0.73$, $P \leq 0.001$) predictor of above-ground biomass (Figure 1.5). The ANCOVA with log transformed height as the covariate returned a significant site x species interaction ($F_{17, 143} = 1.74$, $P = 0.042$), indicating that site specific slopes of height versus biomass were significantly different. We therefore calculated different regression models for Río Hato ($R^2 = 0.68$, $P \leq 0.001$) and Soberania ($R^2 = 0.72$, $P \leq 0.001$; see Figure 1.5). Although these slopes were considered statistically different, their slope coefficients and intercepts were very similar (Table 1.4). Analyses were performed with 18 species with 3 or more individuals per species. Finally, a multiple regression incorporating both diameter and height as predictors did not appreciably improve predictive capacity of the model ($R^2 = 0.82$, $P < 0.001$).

1.6 Discussion

1.6.1 Biomass accumulation among species and sites

Biomass accumulation within site varies strongly between species. As expected, total biomass accumulation per species differs strongly between sites for more than one third of the species studied. Specifically, differences were mostly found among all three compartments with some exceptions.

After two years, biomass accumulation differed by a factor of more than 200 between the smallest and the largest tree species at Soberania while the largest species at Río Hato was 250 times larger than the smallest one. A wide variety of crown morphologies were represented among our studied tree species. For example, while some of the timber trees in this study were monopodial (*A. mangium*, *A. guachapele* and *P. quinata*), restoration or fuel wood trees tended to be multistemmed trees or even semi-shrubs that may never dominate a planted canopy (*D. robinoides* and *I. punctata*). It was

therefore self-evident that biomass distribution among tree compartments would vary between species to develop these different crown morphologies.

The significantly greater total biomass at Soberania was expected because of important environmental differences between sites (rainfall and soil characteristics). Difference in the length of the dry season (4.1 months at Soberania vs 6.7 months at Río Hato) may have presumably affected photosynthetic activities for example by affecting phenology (number of months without leaves) and therefore the yearly rate of biomass accumulation (Coyle et Coleman, 2005). Furthermore, even during the wet season, the dryer site at Río Hato can sustain weeks without significant rain, which may negatively affect photosynthetic activities by a possible loss of leaves during dry spells (Damour, Vandame et Urban, 2008). Species that were not modifying their biomass accumulation between sites seem to be well adapted to really contrasted environmental conditions observed on both sites. Interestingly, species presenting any kind of differences between sites were planted for various purposes. Almost the half is restoration species, including legumes, and half timber species.

1.6.2 Crown morphology and allometry

Morphological traits varied with size among a suite of tree species. Our results confirmed earlier reports that ontogenetic effect due to size is an important determinant affecting various growth and crown morphological traits (Delagrange *et al.*, 2004 ; Mäkelä et Valentine, 2006 ; Niinemets, Portsmouth et Truus, 2002 ; Niklas, 2007). Moreover, comparison of these traits with the traits after Aitchison transformation has shown that species have a strong effect on morphological traits and biomass accumulation. Various allometric constraints occur in trees that could explain why trees need to modify various functional traits, such as crown morphology, with increasing size. This has been well demonstrated by Kneeshaw et al (2006) who showed that shade tolerance, as indicated by the ability of a tree to survive in the shade, is strongly affected by size (based on diameter at breast

height and height). According to the pipe model theory, any increase in foliage requires an exponential increase in sapwood area, which could explain the need for a higher volume of woody components as tree increases in size. Generally, as many studies have shown, increasing tree size implies decreasing proportion of allocation to leaves (Delagrange *et al.*, 2004 ; Niinemets, Portsmuth et Truus, 2002). Moreover, with increasing tree size, a higher percentage of woody biomass is needed to support mechanical stresses caused by wind and by the total weight of the tree (Niklas, 2007). For all tree species investigated, as we show in this study, some basic traits such as live crown ratio and crown length over diameter did increase with size. In our case, the regression between total biomass and leaf dry biomass:woody biomass was not significant which seem indicate that the pipe model does not work for interspecific analyses. However, an important finding of this study was that differences in biomass accumulation rates did not seem to be related to any particular changes in crown morphological values, except for a tendency for fast growing tree species to have higher live crown ratio. Indeed, live crown ratio has been reported in the literature to be a good indicator of tree relative growth rate (York, Battels et Heald, 2006) and tree vigour (Ruel *et al.*, 2000). This could be explained by the positive relationships between increasing live crown ratio and total leaf biomass, a factor that predisposes to faster growth rate (Scowcroft *et al.*, 2007). However, having a narrower or wider crown did not have an influence on biomass accumulation rates.

Finally, it was surprising to find that leaf over woody biomass was not related to biomass accumulation rates. This suggests that this trait is not allometrically constrained among these 23 tropical tree species, but instead reflects different growth strategies. However, our results on variable strategies of allocation to photosynthetic tissues:woody tissues relative to total biomass follow similar observations of variable patterns of allocation to leaves from previous (Kohyama, 1987) studies and from a large review by Wright *et al.* (2004). Our study contradict finding by others studies concerning leaf biomass as a good indicator of potential sapwood production (Morotaya *et*

al., 1999) and simple models that can predict relative growth rate increase with an increase in the proportion of leaf biomass because of its direct link to photosynthetic capacity and energy capture (King, 1991).

To formulate clear conclusions on the functional significance of phenotypic variations in traits linked to biomass partitioning and crown morphology, changes induced by sites have to be considered without any size effect to remove the influence of growth rate differences among species (Coleman, McConnaughay et Ackerly, 1994). This was achieved in this study by comparing Aitchison transformed growth and crown morphological traits among trees and sites. Transformation was necessary to illustrate an important species effect on these traits and to adjust crown length and leaf biomass by others size variables. Thus, when significantly different, crown seems to be generally thinner at Soberania and generally longer relative to total height. However, trees at Soberania achieved closed crown status more rapidly than those at Río Hato because of their faster growth rate. This phenomenon may have affected the live crown ratio and especially the crown length:crown diameter ratio due to growing space restrictions.

Site effect was expressed mainly through differences in biomass accumulation rates. This result stresses again the importance of comparing trees of similar size or size adjusted data to be able to infer phenotypic plasticity among trees growing in different environmental conditions. It also strongly suggests that allometric constraints are more important than environmental conditions in explaining biomass partitioning and crown morphological traits, at least for our site conditions and species. The ability of large plants such as trees to modify biomass allocation and crown morphology is increasingly constrained as they increase in size (Niklas and Sparz, 2006), limiting their ability to maximize resource uptake using such mechanisms. Our study indicates clearly the particular difficulty of comparing morphological and allocational traits between species showing very different growth rates due to the strong allometric scaling factor. However, our

conclusions did not consider allocational differences below-ground, which can represent as close as half of the total biomass of a tree (Sanford et Cuevas, 1996). The importance of roots when studying biomass accumulation and partitioning have been well demonstrated in a previous study by Cairns *et al.* (1997). They have shown that tree allocate more biomass below-ground on dryer and poorer sites to improve nutrient and water uptake. Other studies have pointed out that higher water and nutrient availability lowers proportion of biomass attributes to roots and increases the proportion of biomass allocated above-ground (Canham *et al.*, 1996 ; Coyle et Coleman, 2005).

1.6.3 Predicting biomass accumulation in two-year-old trees

A single equation of basal diameter measurements could be used with good accuracy to estimate total above-ground biomass accumulation on both Río Hato and Soberania sites. The use of a single equation to estimate biomass accumulation in species rich forests is important since measures of biomass accumulation imply expensive and time-consuming destructive sampling methods (Ketterings *et al.*, 2001 ; Nelson *et al.*, 1999 ; Pérez Cordero et Kanninen, 2002 ; Ter-Mikaelian et Korzukhin, 1997). Such measures are however increasingly needed to estimate carbon accumulation in plantations for carbon trading purposes (Stier et Siebert, 2002). While some researchers state that height is not accurate enough (Onyekwelu, 2004 ; Pérez Cordero et Kanninen, 2002 ; Xiao et Ceulemans, 2004), others pretend that it is an important measure, especially to compare biomass accumulation among sites, and that it is useful to combine both DBH and height measurements (Ketterings *et al.*, 2001 ; Lambert, Ung et Raulier, 2005 ; Nelson *et al.*, 1999). In our case, considering how time consuming height data are to collect, the improvement of the regression incorporating both height and basal diameter is not sufficient to be considered useful.

1.7 Conclusion

Biomass accumulation varies significantly between sites for a series of species. Crown length:crown diameter and live crown ratios were found to be related to size, indicating that any inter-species and inter-sites comparisons need to be size-corrected. When such correction was made, species appear to have an important effect on these traits too. However, such traits were found to vary significantly within species among the two sites investigated. Even if exotic species perform well in our plantations, native species can accumulate biomass with a similar growth rate. Furthermore, the majority of studied species can be planted in various site conditions without significant differences of biomass accumulation. Moreover, every kind of uses (restoration, timber, fuel wood, etc) are found among these species. Only seven species (*C. glandulosa*, *D. robinoides*, *D. panamensis*, *E. fusca*, *O. pyramidale*, *T. rosea* and *T. amazonia*) seem to be less tolerant to dryer and poorer site conditions. This study also showed that total biomass accumulation after two years of growth in plantation can be predicted with good accuracy with a simple measure of tree basal diameter.

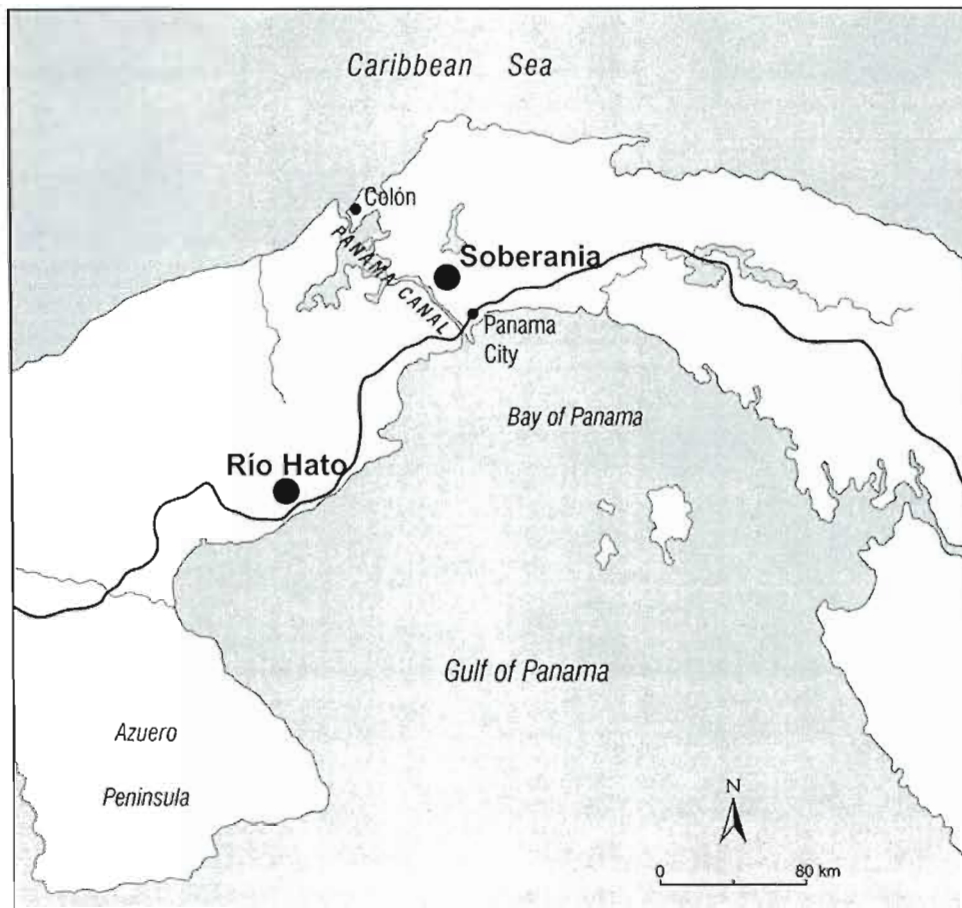


Figure 1.1 : Sites across the Isthmus of Panama. Soberania: 2226 mm/year and Río Hato: 1107 mm/year.

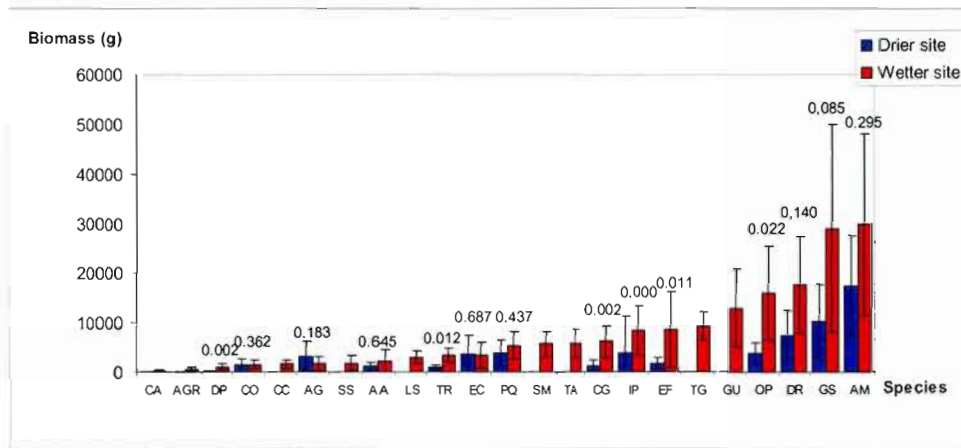


Figure 1.2: Comparison of total dry biomass per species between the 2 sites. The numbers above bars are post-hoc probabilities for site to be different. Error bars represent standard deviations. Only 14 species for Río Hato (drier site) are represented because not enough individual trees were available for comparison between sites.

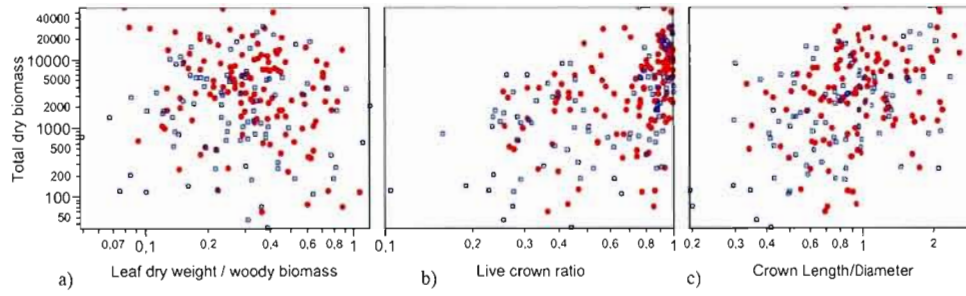


Figure 1.3: Relationship between total dry biomass and leaf dry weight/woody biomass ($R^2 = 0.01$, $P=0.1398$) (a), live crown ratio ($R^2 = 0.23$, $P<0.0001$) (b) and crown length/diameter ratio ($R^2 = 0.16$, $P<0.0001$) (c). Variables were log-transformed. Full red circles represent individual trees from Soberania (wetter and richer site) and open blue squares represent individual trees from Río Hato (drier and poorer site).

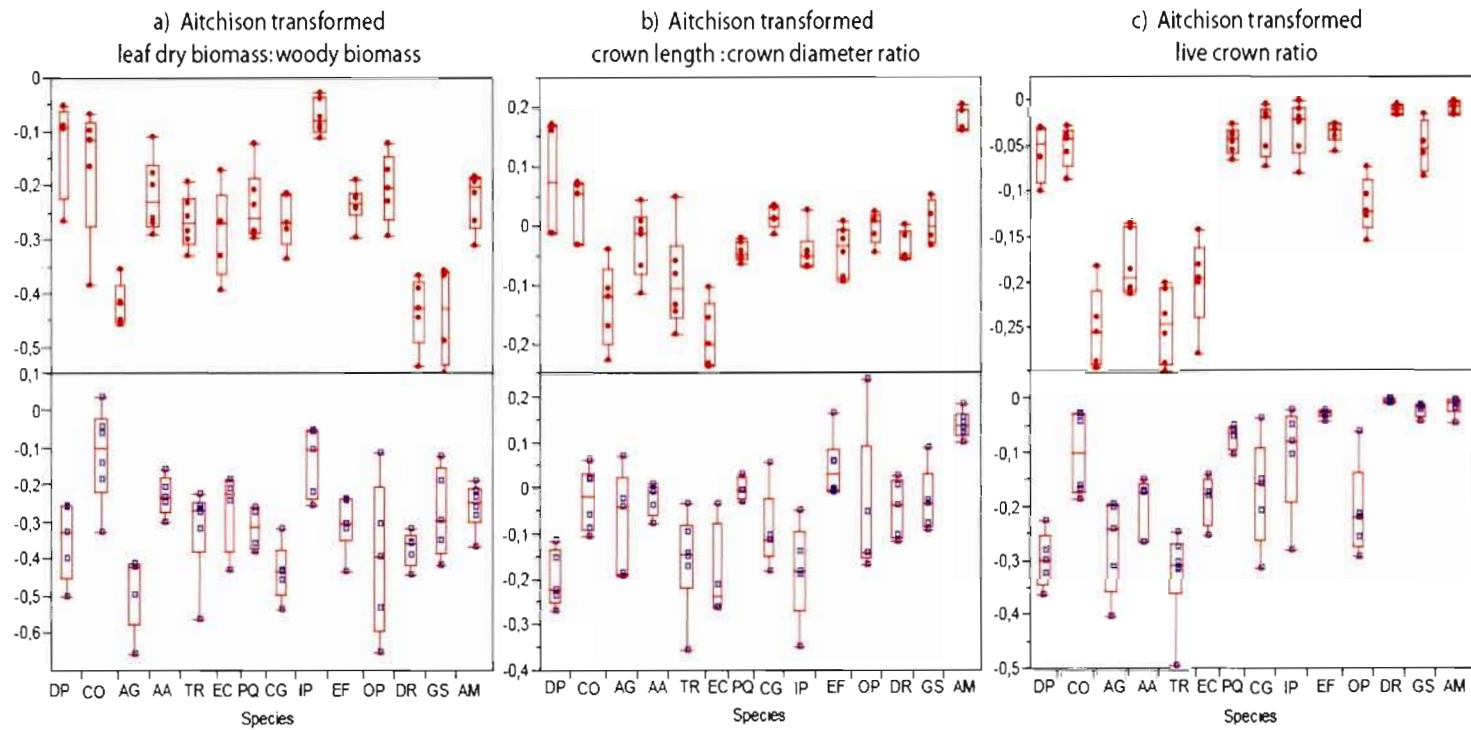


Figure 1.4: Aitchison transformed leaf dry biomass:woody biomass ratio (a), Aitchison transformed crown length:crown diameter ratio (b) and Aitchison transformed live crown ratio (c) by species and sites (top: Soberania, bottom: Río Hato). Species are shown in increasing order of total biomass production.

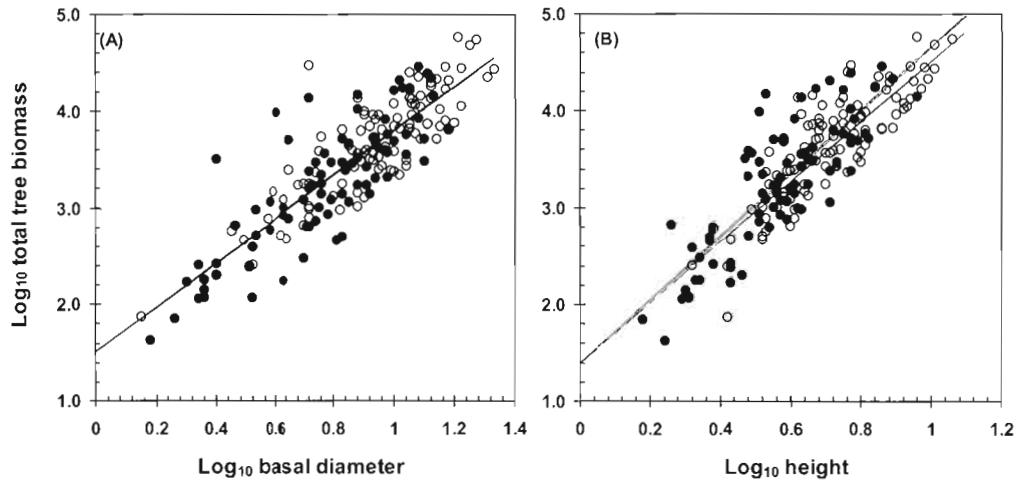


Figure 1.5: Relationship between total dry biomass and basal diameter (a) and tree height (b). Variables were log transformed. Open circles represent individual trees from Soberania and black circles represent individual trees from Río Hato.

Table 1.1: Scientific name, family, common name, wood density and main uses of the 21 native and 2 exotic (in bold) species of tropical tree studied (adapted from Wishnie *et al.* (2007))

Scientific name	Family	Common name(s)	Species code	Wood Density	Uses
<i>Acacia mangium</i> Willd.	Fabaceae	Acacia	AM	0.57	Exotic: restoration, timber
<i>Albizia adinocephala</i> (Donn. Sm.) Britton & Rose	Fabaceae	Frijolillo	AA	0.66	Restoration
<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand	Fabaceae	Guachapalí	AG	0.62	Fodder, timber
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae	Zorro	AGR	0.80	High value timber
<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	Rubiaceae	Madroño, Lluvia de plata	CC	0.82	Restoration
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Spanish cedar	CO	0.44	High value timber
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	Rhamnaceae	Carbonero	CG	0.99	Timber, fuel wood
<i>Copaifera aromatica</i> Dwyer	Fabaceae	Cabimo	CA	n.a.	Timber
<i>Diphysa robinoides</i> Benth.	Fabaceae	Macano	DR	n.a.	Fencing, fuel wood
<i>Dipteryx panamensis</i> (Pittier) Record & Mell	Fabaceae	Almendro de montaña	DP	0.80	Timber
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae	Corotú	EC	0.44	Timber, fodder
<i>Erythrina fusca</i> Lour.	Fabaceae	Palo bobo, Palo santo	EF	0.28	Restoration
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	Fabaceae	Balo	GS	0.74	Live fencing, fodder
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lamk.	Sterculiaceae	Guácino	GU	0.55	Fodder, fuel wood
<i>Inga punctata</i> Willd.	Fabaceae	Guabita cansaboca	IP	0.58	Fruit, restoration
<i>Luehea seemannii</i> Triana & Planch.	Tiliaceae	Guacimo Colorado	LS	0.50	Restoration
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. Ex Lam.) Urb.	Bombacaceae	Balsa	OP	0.15	Restoration
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S. Alverson	Bombacaceae	Cedro espino	PQ	0.46	Timber
<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	Fabaceae	Guachapalí	SS	0.57	Fodder, timber
<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	Jobo	SM	0.43	Fencing, fruit, restoration
<i>Tabebuia rosea</i> DC.	Bigniniaceae	Roble	TR	0.84	Timber
<i>Tectona grandis</i> L.	Verbenaceae	Teck	TG	0.54	Exotic: high value timber
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Combretaceae	Amarillo	TA	0.68	High value timber

Table 1.2 : Dry biomass (number of individual trees (n), mean and standard deviation (SD)) per compartment and per tree species. Numbers in bold highlight the eight Río Hato species removed from the analysis.

Species	Leaf biomass						Branch biomass						Stem biomass					
	Río Hato			Soberania			Río Hato			Soberania			Río Hato			Soberania		
	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD
AM	6	4416,42	2955,43	6	7505,25	4270,88	6	5601,47	3502,57	6	7299,75	5434,86	6	7323,93	3857,53	6	15031,32	9068,93
GS	5	1911,59	1144,22	4	2904,61	1148,19	5	4064,23	3517,37	4	7461,52	8279,50	5	4226,95	3121,16	4	18641,11	11816,37
DR	5	1063,45	625,36	5	1955,71	782,94	5	4715,14	3916,38	5	5372,72	3255,19	5	1609,37	912,99	5	10267,52	6006,64
OP	5	760,13	643,96	5	4156,66	2146,70	5	847,90	614,59	5	4588,79	2797,78	5	2251,35	1163,24	5	7189,20	5139,45
GU	3	2310,09	2904,58	6	2345,56	1200,35	3	3188,50	3098,94	6	4637,78	3277,92	3	2306,70	1718,55	6	5939,20	3620,76
TG	3	2175,52	1112,80	5	2761,48	928,52	3	1643,11	1222,26	5	1470,65	1243,22	3	4375,88	3078,40	5	5119,81	1348,56
EF	6	372,43	309,07	6	2184,03	1933,09	6	751,68	525,74	6	3345,45	3099,65	6	624,33	484,64	6	3031,19	2746,85
IP	5	1400,14	2893,22	6	3465,32	2136,00	5	950,92	1988,39	6	1969,62	1158,63	5	1358,19	2688,68	6	2921,28	1884,59
CG	5	185,96	218,73	5	1426,36	798,79	5	262,65	194,00	5	1631,91	972,66	5	806,36	725,55	5	3065,96	1590,85
TA	3	733,27	904,97	6	2074,08	1004,35	3	416,62	528,57	6	1445,55	754,44	3	372,19	469,21	6	2239,81	1551,46
SM	1	197,30	n.a.	4	1022,54	259,32	1	64,39	n.a.	4	572,25	265,35	1	526,83	n.a.	4	4090,49	2040,99
PQ	4	755,43	578,59	6	1235,58	603,48	4	892,19	703,39	6	2050,66	1198,38	4	2130,94	1411,60	6	2012,34	1055,45
EC	4	687,32	596,52	5	673,36	381,11	4	1347,04	1316,65	5	1162,59	813,18	4	1643,59	1968,54	5	1587,85	1520,42
TR	6	206,77	113,01	6	753,19	365,71	6	94,32	79,53	6	564,24	468,37	6	627,80	302,04	6	2005,89	770,64
LS	0	n.a.	n.a.	5	570,31	429,62	0	n.a.	n.a.	5	915,89	388,29	0	n.a.	n.a.	5	1482,03	802,95
AA	5	296,67	206,02	6	500,77	460,21	5	123,49	70,20	6	340,76	403,77	5	722,21	559,46	6	1320,00	1422,25
SS	3	197,29	124,01	5	299,00	323,32	3	185,98	66,82	5	422,78	487,86	3	1709,02	955,57	5	1066,55	916,13
AG	5	358,15	410,53	5	198,31	172,40	5	342,74	428,35	5	272,12	284,82	5	2512,37	2092,65	5	1168,46	1043,79
CC	2	128,02	117,80	5	446,73	300,76	2	105,96	68,54	5	547,74	355,89	2	277,80	183,56	5	564,81	227,69
CO	6	615,40	636,41	5	536,98	366,82	6	152,30	247,94	5	253,37	158,12	6	624,46	486,51	5	760,12	269,36
DP	5	24,70	21,38	4	406,93	286,64	5	0,62	1,38	4	0,00	0,00	5	111,72	62,05	4	654,79	294,30
AGR	2	718,12	746,92	6	155,57	163,61	2	1256,55	1598,73	6	71,24	79,68	2	1161,91	1105,86	6	292,60	296,25
CA	2	25,13	22,18	6	90,81	48,58	2	21,81	16,48	6	67,46	55,29	2	22,60	11,46	6	81,38	65,05

Table 1.3 : Wilcoxon rank-sum probabilities comparing Aitchison transformed ratio between sites. Probabilities in bold are significantly different at $\alpha = 0.1$.

Species	Leaf dry weight :woody biomass			Live crown ratio			Crown length:Crown diameter		
	Statistic	P-value	meanDiff	Statistic	P-value	meanDiff	Statistic	P-value	meanDiff
AM	46	0.298	-1.041	41	0.810	-0.240	53	0.031	-2.162
AA	29	0.927	-0.091	27	0.647	-0.457	28	0.784	-0.274
AG	30	0.676	-0.418	29	0.835	-0.209	24	0.531	0.627
CO	26	0.523	0.639	33	0.648	-0.456	38	0.171	-1.369
CG	39	0.022	-2.298	38	0.037	-2.089	35	0.144	-1.462
DR	19	0.095	1.671	20	0.143	1.467	27	1	0
DP	28	0.066	-1.837	30	0.020	-2.327	30	0.020	-2.327
EC	22	0.713	0.367	24	0.391	0.857	17	0.540	-0.612
EF	52	0.045	-2.002	33	0.379	0.881	24	0.020	2.322
GS	12	0.066	1.837	12	0.066	1.837	25	0.270	-1.102
IP	24	0.315	-1.004	21	0.121	-1.532	18	0.036	-2.100
OP	35	0.144	-1.462	35	0.144	-1.462	35	0.144	-1.462
PQ	16	0.241	-1.173	13	0.070	-1.812	32	0.043	2.025
TR	42	0.689	-0.400	52	0.045	-2.002	45	0.379	-0.881

Table 1.4: Parameters for ANCOVA and linear regression log-transformed basal diameter and height with log-transformed total biomass

	Type III SS	df	Mean Square	F	P	Partial Eta Squared
Basal Diameter						
LogBD	19.9	1	19.859	629.0	?.001	0.815
Site	0.0	1	0.000	0.0	0.926	0.000
Species	14.0	17	0.824	26.1	?.001	0.756
Site * Species	0.6	17	0.035	1.1	0.338	0.118
Error	4.5	143	0.032			
Total	2241.4	180				
Height						
LogHeight	18.4	1	18.441	444.5	?.001	0.757
Site	0.4	1	0.414	10.0	0.002	0.065
Species	12.2	17	0.717	17.3	?.001	0.673
Site * Species	1.2	17	0.072	1.7	0.042	0.171
Error	5.9	143	0.041			
Total	2241.4	180				
Regression parameters						
	Intercept	Std error	P	Slope	Std error	P
Log basal diameter	1.51	0.929	?.001	2.288	0.105	?.001
Log height (Rio Hato)	1.39	0.146	?.001	3.268	0.246	?.001
Log height (Soberania)	1.43	0.148	?.001	3.104	0.201	?.001

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le présent mémoire de maîtrise avait comme objectif de déterminer la croissance aérienne des arbres tropicaux en plantation en fonction d'un gradient de précipitation et de richesse du sol. Pour ce faire, l'accumulation totale de biomasse et la distribution entre les compartiments de l'arbre (feuilles, branches et tronc) ont été comparées entre les espèces et entre les sites.

Le taux de d'accroissement annuel en biomasse varie grandement entre les espèces. Après deux ans de croissance en plantation, certaines espèces indigènes performant aussi bien, sinon mieux que les deux espèces exotiques étudiées, particulièrement lorsque le choix du site est pris en considération.

La comparaison intraspécifique entre les sites démontre que pour plus du tiers des espèces étudiées l'accumulation totale de biomasse est plus importante à Soberania, site plus humide au sol plus riche. Par conséquent, puisque la majorité des espèces ne démontre pas de différence significative, le choix du site apparaît donc comme secondaire pour ces dernières. Toutefois, il est important de noter que la biomasse racinaire, et par conséquent l'accumulation de réserves par l'arbre, n'a pas été prise en compte et qu'il est fort probable que la longueur de la saison sèche à Río Hato influence positivement la croissance racinaire au détriment de la croissance aérienne. Le contraire est observé à Soberania, soit une saison de croissance plus longue, un taux de photosynthèse plus élevé et probablement une plus faible allocation de la biomasse au niveau des racines. Les relations observées entre les ratios longueur de la couronne:diamètre de la couronne et longueur de la couronne:hauteur totale et la taille soulignent l'importance de retirer cet effet de taille afin d'être en mesure de comparer les sites puisque les espèces étudiées ont des tailles très variées. La mise en application de ces corrections met à jour l'importance de l'effet de l'espèce sur ces différents traits morphologiques. Ces traits varient significativement entre les sites pour quelques espèces.

Par ailleurs, prenant en considération la difficulté technique que représente la récolte de la biomasse, cette étude illustre bien la possibilité d'estimer la biomasse totale aérienne pour les arbres de deux ans en plantation à partir d'une mesure simple de taille comme le diamètre à la base de l'arbre. Le choix du diamètre à la base plutôt que traditionnel diamètre à hauteur de poitrine (DHP) est dirigé par l'inégalité des tailles entre les espèces et la présence d'individus n'atteignant pas une hauteur suffisante pour obtenir une mesure à hauteur de poitrine. La relation calculée sur 18 des espèces étudiées permet de déterminer l'accumulation de biomasse, et par conséquent la séquestration du carbone, pour n'importe quelle espèce dans des conditions environnementales très différentes en termes de précipitation et de richesse du sol au Panama.

Le débat autour de la pertinence des groupes fonctionnels pour la classification des espèces bat son plein puisque ce type de classification est catégorique et que la nature est plus variable que cela. Par ailleurs, dans la présente étude, l'absence d'informations sur les traits fonctionnels des espèces tropicales n'a pas permis d'effectuer une analyse par matrice de traits fonctionnels qui serait une approche complémentaire intéressante pour en comprendre d'avantages sur l'autoécologie des espèces étudiées. Les quelques analyses préliminaires qui ont été effectuées sur la persistance des feuilles par exemple n'ont pas montré de relations particulières ce que confirme d'autres études plus complètes sur le sujet (Paquette, Bouchard et Cogliastro, 2007). Afin d'effectuer des analyses plus en profondeur, il faudrait étudier d'avantage la phénologie des espèces, de même que la tolérance à l'ombre et autres traits fonctionnels permettant de distinguer les espèces entre elles.

Ce dernier point illustre bien le manque d'informations disponibles sur la majorité des espèces tropicales. Il est donc compréhensible que peu d'espèces soient actuellement utilisées en plantation tropicale autour du globe puisque les propriétaires terriens, particulièrement les petits propriétaires que l'on

retrouve au Panama et qui osent planter des arbres, veulent en connaître d'avantages sur les espèces disponibles afin de faire un choix éclairé en fonction de leurs besoins et de leur environnement. Ceci est d'autant plus vrai dans le cadre de plantations visant à combler d'autres besoins que la récolte du bois, soit la restauration et la production de services écologiques (Paquette *et al.*, Accepted ; Paquette et Messier, Accepted).

En effet, la plantation d'arbres se fait très souvent en vue de récolter le bois, mais de plus en plus à des fins environnementales comme des projets d'aménagement du territoire, la séquestration du carbone ou la restauration des écosystèmes forestiers. Tout d'abord, par l'instauration d'un système de plantation intensif, une récolte de bois supérieure peut permettre d'éviter la coupe à d'autres endroits à des fins de conservation de la forêt résiduelle qui est malheureusement en diminution dans tous les biomes. Ce type de gestion de la forêt (la Triade) est actuellement à l'étude à quelques endroits, notamment au Québec par l'Initiative Triade et allie plantation intensive, aménagement écosystémique et conservation sur un même territoire. D'autre part, du point de vue des changements climatiques, les plantations, particulièrement en milieu tropical, permettent de séquestrer rapidement une grande quantité de carbone. Avec le protocole de Kyoto et les nouvelles discussions concernant la déforestation évitée à la conférence de Bali 2008 de la Convention-Cadre sur les changements climatiques, l'instauration d'incitatifs monétaires jumelant la plantation d'arbres et la déforestation évitée pourront aider à la fois à atteindre des objectifs de conservation et de lutte aux changements climatiques (Paquette *et al.*, Accepted). Finalement, outre les plantations effectuées à des fins économiques, des arbres peuvent être plantés en vue de restaurer les écosystèmes forestiers. Que ce soit pour la réintroduction d'espèces indigènes ou la revitalisation d'un site dégradé par l'agriculture et laissé à l'abandon, l'utilisation d'espèces indigènes devient alors primordiale. En effet, ce sont ces espèces qui sont les plus susceptibles d'offrir les services écosystémiques les plus intéressants pour un milieu donné. Ceci accentue l'importance de développer les connaissances sur une

panoplie d'espèces tropicales afin de combler les différents besoins en plantation.

Évidemment, en toutes circonstances, le choix des espèces en plantation devrait refléter la biodiversité locale (Lamb, 1998) gage d'un écosystème plus résilient, même lors de monocultures. Par ailleurs, malgré que le projet PRORENA dans le cadre duquel s'inscrit ce projet de maîtrise ait commencé par planter des arbres en mosaïque de monocultures d'espèces indigènes, leurs nouvelles plantations tenteront de mélanger les espèces afin d'offrir d'autres solutions aux propriétaires terriens en terme de choix d'espèces indigènes. En plus de se rapprocher d'un écosystème forestier naturel, ce type de plantation est moins vulnérable aux attaques d'insectes et aux maladies tout en étant susceptible d'offrir un rendement accru en fonction d'une utilisation plus optimale des ressources (lumière, nutriments, eau) (Paquette et Messier, Accepted). Une étude récente au Panama (Potvin et Gotelli, 2008) illustre très bien le potentiel de la mixité en plantation et encourage la poursuite de la recherche visant à caractériser la croissance des espèces indigènes non seulement en plantation en fonction des caractéristiques du climat comme dans la présente étude, mais aussi dans le cadre de plantations mélangées.

RÉFÉRENCES

JMP 6. SAS Institute. Cary, NC

Aitchison, J. 1986. *The statistical analysis of compositional data*. New York: Champan and Hall.

Austin, Amy T., et P.M. Vitousek. 1998. «Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i». *Oecologia*. vol. 113, p. 519-529.

Bastien-Henri, Sara, Andrew Park et D.H. Dent (2005). PRO-07 Biomass harvest 2005-draft protocol, PRORENA

Bilodeau Gauthier, Simon, et Pascal Côté. 2005. «Conservation et restauration de la forêt tropicale du Panama: enjeux et pistes de solutions». *VertigO*. vol. 16, p. 1-15.

Butterfield, Rebecca P. 1995. «Promoting biodiversity: advances in evaluating native species for reforestation». *Forest Ecology and Management*. vol. 75, p. 111-121.

Cairns, Michael A., Sandra Brown, Eileen H. Helmer et Greg A. Baumgardner. 1997. «Root biomass allocation in the world's upland forests». *Oecologia*. vol. 111, p. 1-11.

Canham, C.D., A.R. Berkowitz, V.R. Kelly, G.M. Lovett, S.V. Ollinger et J. Schnurr. 1996. «Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 26, p. 1521-1530.

Carnevale, Nélide J., et Florencia Montagnini. 2002. «Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species». *Forest Ecology and Management*. vol. 163, p. 217-227.

Cavalier, Jaime, S. Joseph Wright et Johanna Santamaria. 1999. «Effects of irrigation on litterfall, fine root biomass and production in a semideciduous lowland forest in Panama». *Plant and Soil*. vol. 211, p. 207-213.

Coleman, J.S., K.D.M. McConnaughay et D.D. Ackerly. 1994. «Interpreting phenotypic variation in plants». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 9, p. 187-191.

Condit, Richard. 1998. «Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama». *Climatic Change*. vol. 39, p. 413-427.

- Condit, Richard, Stephen P. Hubbell et Robin B. Foster. 1996. «Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests». *Journal of Vegetation Science*. vol. 7, p. 405-416.
- Condit, Richard, Kristina Watts, Stephanie A. Bohlman, Rolando Pérez, Robin B. Foster et Stephen P. Hubbell. 2000. «Quantifying the deciduousness of tropical canopies under varying climates». *Journal of Vegetation Science*. vol. 11, p. 649-658.
- Coomes, D.A., et P.J. Grubb. 1998. «A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships». *Functional Ecology*. vol. 12, p. 426-435.
- Coyle, David R., et Mark D. Coleman. 2005. «Forest production responses to irrigation and fertilization are not explained by shifts in allocation». *Forest Ecology and Management*. vol. 208, p. 137-152.
- Craven, D., D. Braden, M. S. Ashton, G. P. Berlyn, M. Wishnie et D. Dent. 2007. «Between and within-site comparisons of structural and physiological characteristics and foliar nutrient content of 14 tree species at a wet, fertile site and a dry, infertile site in Panama». *Forest Ecology and Management*. vol. 238, p. 335-346.
- Craven, D., D. Braden, M.S. Ashton, G.P. Berlyn, M.H. Wishnie et D.H. Dent. 2007. «Between and within-site comparisons of structural and physiological characteristics and foliar nutrient content of 14 tree species at a wet, fertile site and a dry, infertile site in Panama». *Forest Ecology and Management*. vol. 238, p. 335-346.
- Damour, G., M. Vandame et L. Urban. 2008. «Long-term drought modifies the fundamental relationships between light exposure, leaf nitrogen content and photosynthetic capacity in leaves of the lychee tree (*Litchi chinensis*)». *Journal of plant physiology*. vol. 165, p. 1370-1378.
- Delagrangé, Sylvain, Christian Messier, Martin J. Lechowicz et Pierre Dizengremel. 2004. «Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability». *Tree physiology*. vol. 24, p. 775-784.
- Delagrangé, Sylvain, Catherine Potvin, Christian Messier et Lluís Coll. 2008. «Linking multiple-level tree traits with biomass accumulation in native tree species used for reforestation in Panama». *Trees*. vol. 22, p. 337-349.

- Eamus, Derek. 1999. «Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 14, p. 11-16.
- Fearnside, Philip M. 2000. «Uncertainty in land-use change and forestry sector mitigation options for global warming: Plantation silviculture versus avoided deforestation». *Biomass and bioenergy*. vol. 18, p. 457-468.
- Gould, Stephen Jay. 1966. «Allometry and size in ontogeny and phylogeny». *Biological Reviews*. vol. 41, p. 587-640.
- Haggar, Jeremy P., C. Buford Briscoe et Rebecca P. Butterfield. 1998. «Native species: a resource for the diversification of forestry production in the mowland humid tropics». *Forest Ecology and Management*. vol. 106, p. 195-203.
- Hooper, Elaine R., Pierre Legendre et Richard Condit. 2004. «Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama». *Ecology*. vol. 85, p. 3313-3326.
- I.T.T.O. (2002). ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests, International Tropical Timber Organization in collaboration with the Center for International Forestry Research (CIFOR), the Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), the World Conservation Union (IUCN) and the World Wide Fund for Nature (WWF) International: 84 p
- Ketterings, Quirine M., Richard Coe, Meine van Noordwijk, Yakub Ambagau et Cheryl A. Palm. 2001. «Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests». *Forest Ecology and Management*. vol. 146, p. 199-209.
- King, David A. 1991. «Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings». *Functional Ecology*. vol. 5, p. 485-492.
- Kneeshaw, Daniel D., Richard K. Kobe, K. David Coates et Christian Messier. 2006. «Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species». *Journal of Ecology*. vol. 94, p. 471-480.
- Kohyama, Takashi. 1987. «Significance of architecture and allometry in sapling». *Functional Ecology*. vol. 1, p. 399-404.
- Kohyama, Takashi, et M. Hotta. 1990. «Significance of allometry in tropical sapling». *Functional Ecology*. vol. 4, p. 515-521.

- Lamb, David. 1998. «Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations». *Restoration Ecology*. vol. 6, p. 271-279.
- Lambert, M.-C., C.-H. Ung et Frédéric Raulier. 2005. «Canadian national tree aboveground biomass equations». *Can. J. For. Res.* vol. 35, p. 1996-2018.
- Lewis, Simon L., et Edmund V. J. Tanner. 2000. «Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings». *Ecology*. vol. 81, p. 2525-2538.
- Lugo, Ariel E. 1997. «The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures». *Forest Ecology and Management*. vol. 99, p. 9-19.
- McConnaughay, K.D.M., et J.S Coleman. 1999. «Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients». *Ecology*. vol. 80, p. 2581-2593.
- Menalled, Fabián D., Matthew J. Kelty et John J. Ewel. 1998. «Canopy development in tropical tree plantations: a comparison of species mixtures and monocultures». *Forest Ecology and Management*. vol. 104, p. 249-263.
- Monserud, Robert A., et John D. Marshall. 1999. «Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 29, p. 521-535.
- Morotaya, Ricardo, Glenn Galloway, Frank Berninger et Markku Kanninen. 1999. «Foliage biomass-sapwood (area and volume) relationships of *Tectona grandis* L.F. and *Gmelina arborea* Roxb.: silvicultural implications». *Forest Ecology and Management*. vol. 113, p. 231-239.
- Mulkey, Stephen S., et S. Joseph Wright. 1996. «Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants». In *Tropical forest plant ecophysiology*, Stephen S. Mulkey, Robin L. Chazdon et Alan P. Smith, p. 187-216. New York: Chapman & Hall.
- Nelson, Bruce W., Rita Mesquita, Jorge L.G. Pereira, Silas Garcia Aquino De Souza, Getulio Teixeira Batista et Luciana Bovino Couto. 1999. «Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon». *Forest Ecology and Management*. vol. 117, p. 149-167.

- Niinemets, Ülo, Angelika Portsmouth et Laimi Truus. 2002. «Leaf structural and photosynthetic characteristics, and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species». *Annals of Botany*. vol. 89, p. 191-204.
- Niklas, Karl J. 2007. «Maximum plant height and the biophysical factors that limit it». *Tree physiology*. vol. 27, p. 433-440.
- O'Brien, Sean T., Stephen P. Hubbell, Peter Spiro, Richard Condit et Robin B. Foster. 1995. «Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species». *Ecology*. vol. 76, p. 1926-1939.
- Onyekwelu, Jonathan C. 2004. «Above-ground biomass production and biomass equations for even-aged *Gmelina arborea* (ROXB) plantations in south-western Nigeria». *Biomass and bioenergy*. vol. 26, p. 39-46.
- Paquette, Alain, André Bouchard et Alain Cogliastro. 2007. «Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks». *Forest Ecology and Management*. vol. 241, p. 278-287.
- Paquette, Alain, J. Hawryshyn, A. Senikas et C. Potvin. Accepted. «Enrichment planting in secondary forests: A promising clean development mechanism». *Ecology and Society*.
- Paquette, Alain, et Christian Messier. Accepted. «The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene». *Frontiers in Ecology and the Environment*.
- Park, Andrew. Submitted. «Relating tree growth to environmental variation in selection trials of tropical trees».
- Peres-Neto, Pedro R., et Pierre Magnan. 2004. «The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species». *Oecologia*. vol. 140, p. 36-45.
- Pérez Cordero, Luis Diego, et Markku Kanninen. 2002. «Wood specific gravity and aboveground biomass of *Bombacopsis quinata* plantations in Costa Rica». *Forest Ecology and Management*. vol. 165, p. 1-9.
- Piotto, Daniel, Edgar Viquez, Florencia Montagnini et Markku Kanninen. 2004. «Pure and mixed forest plantations with native species of the dry tropics of Costa Rica: a comparison of growth and productivity». *Forest Ecology and Management*. vol. 190, p. 359-372.

- Potvin, C., et N. J. Gotelli (2008). Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters*. 11: 217-223 p
- PRORENA. 2008. «Proyecto de reforestacion con especies nativas». Consulté le 19 juin 2008.
- Reist, James D. 1986. «An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation». *Canadian Journal of Zoology*. vol. 64, p. 1363-1368.
- Ruel, J.-C., Christian Messier, R. Doucet, Y. Claveau et P. Comeau. 2000. «Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstorey removal in the boreal forest». *Forestry Chronicle*. vol. 76, p. 633-642.
- Sanford, R.L. Jr, et Elvira Cuevas. 1996. «Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests». In *Tropical forest plant ecophysiology*, Stephen S. Mulkey, Robin L. Chazdon et Alan P. Smith, p. 268-300. New York: Chapman & Hall.
- Santiago, Louis S., Kaoru Kitajima, S. Joseph Wright et Stephen S. Mulkey. 2004. «Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest». *Oecologia*. vol. 139, p. 495-502.
- Santiago, Louis S., et Stephen S. Mulkey. 2005. «Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem». *Trees*. vol. 19, p. 349-356.
- Schuur, Edward A.G., et Pamela A. Matson. 2001. «Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest». *Oecologia*. vol. 128, p. 431-442.
- Scowcroft, P. G., J. B. Friday, T. Idol, N. Dudley, J. Haraguchi et D. Meason. 2007. «Growth response of *Acacia koa* trees to thinning, grass control, and phosphorus fertilization in a secondary forest in Hawai'i». *Forest Ecology and Management*. vol. 239, no 1-3, p. 69-80.
- Snowdon, P. 1991. «A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 21, p. 720-724.

- Snowdon, P., J. Raison, Heather Keith, P. Ritson, P. Grierson, M. Adams, K.D. Montagu, H. Bi, W. Burrows et Derek Eamus (2002). Protocol for sampling tree and stand biomass. National Carbon Accounting System Technical Report No.31. Australia, Australian Greenhouse Office: 66 p
- Sprugel, D.G. 1983. «Correcting for bias in log-transformed allometric equations». *Ecology*. vol. 64, p. 209-210.
- Sterck, Frank J. 1999. «Crown development in tropical rain forest trees in gaps and understorey». *Plant Ecology*. vol. 143, p. 89-98.
- Stier, Sam C., et Stephen F. Siebert. 2002. «The Kyoto Protocol: an Opportunity for biodiversity restoration forestry». *Conservation Biology*. vol. 16, p. 575-576.
- Ter-Mikaelian, Michael T., et Michael D. Korzukhin. 1997. «Biomass equations for sixty-five North American tree species». *Forest Ecology and Management*. vol. 97, p. 1-24.
- Wishnie, M.H., D.H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeño, D. Iberra, Richard Condit et P.M.S. Ashton. 2007. «Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama». *Forest Ecology and Management*. vol. 243, p. 39-49.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, H. Osada, H. Poorter, P. Pool, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas et R. Villar. 2004. «The worldwide leaf economics spectrum». *Nature*. vol. 428, no 6985, p. 821-827.
- Xiao, Chun-Wang, et R. Ceulemans. 2004. «Allometric relationships for below- and aboveground biomass of young Scots pines». *Forest Ecology and Management*. vol. 203, p. 177-186.
- York, Robert A., John J. Battels et Robert C. Heald. 2006. «Release potential of giant sequoia following heavy suppression: 20-year results». *Forest Ecology and Management*. vol. 234, p. 136-142.